

CULTIVARS HYBRIDES CHEZ LES ESPÈCES LÉGUMIÈRES

Marie-Christine DAUNAY

INRA, UR1052, Unité de Génétique et d'Amélioration des Fruits et Légumes
Domaine St Maurice, BP 94, 84143, MONTFAVET cedex

1 - INTRODUCTION

Le XX^{ème} siècle a vu se produire une transformation radicale et à large échelle de l'interaction entre les plantes cultivées et les paysans. L'émergence de la Génétique et de l'Amélioration des plantes, et leur développement accéléré après la seconde guerre mondiale ont contribué à bouleverser le rôle traditionnel de « producteur-sélectionneur-semencier » des paysans. La sélection et la production de semences sont devenues des activités commerciales *per se* dans le contexte de transformations à la fois des méthodes de production (intrants importants) et de la standardisation du marché. Dans le domaine des espèces légumières, consommées souvent en l'état et pour lesquelles l'aspect est très important, le progrès génétique a notamment apporté une amélioration de l'homogénéité et de la qualité visuelle des récoltes, un accroissement de productivité, la résistance au transport, l'adaptation à la culture désaisonnalisée et la résistance aux principaux agents pathogènes. Les hybrides, et l'hétérosis dont ils sont porteurs, ont une large part dans ces succès.

La recherche sur les structures génétiques hybrides d'espèces légumières a commencé très tôt par exemple aux USA pour l'Oignon (JONES et CLARKE, 1943) et la Tomate (HEDRICK et BOOTH, 1907); pour la Tomate en France (ALABOUVETTE et TITARD, 1933) et en Bulgarie (DASKALOFF, 1937 cité par ATANASSOVA et GIORGIEV, 2007), ou pour l'Aubergine au Japon (NAGAI et KIDA 1926 cités par KAKIZAKI, 1931). On trouvera une revue des premiers hybrides commercialisés dans ATANASSOVA et GIORGIEV (2007). En France c'est à partir des années 1960 que ces recherches ont été développées intensivement. BANNEROT et PÉCAUT (1992) ont discuté l'intérêt du modèle hybride (F1) chez les espèces légumières, et on trouvera dans DORÉ et VAROQUAUX (2006) un récapitulatif historique des hybrides qui ont marqué les grandes étapes de la sélection en France.

La place des hybrides dans la gamme variétale des espèces légumières, les efforts de sélection qui leur sont consacrés, les conditions techniques de leur création, et leurs avantages, dont l'hétérosis, sont passés en revue ici. L'alternative à la voie hybride pour la valorisation du progrès génétique est également évoquée.

2 - LE CATALOGUE OFFICIEL FRANÇAIS DES ESPECES POTAGERES

L'étude du Catalogue permet de dresser un panorama historique de la place des hybrides dans l'assortiment variétal, bien que les résultats de son dépouillement doivent être considérés avec prudence¹. De plus, l'apparition des premiers hybrides en culture ne peut être tracée précisément du fait (1) de l'ouverture tardive du Catalogue aux hybrides² et donc du décalage entre commercialisation et inscription³, et (2) du fait qu'il n'a été édité régulièrement qu'à partir de 1976. Dans l'édition de 1976, des hybrides sont inscrits pour les espèces suivantes : Aubergine, Carotte potagère, Chou de Bruxelles, Chou cabus, Chou de Milan, Concombre, Cornichon, Courgette, Epinard, Melon, Oignon, Piment et Tomate. Pour les autres espèces les premiers hybrides sont présents à partir des éditions de 1979 (Radis), 1981 (Chou fleur et Chou rouge), 1985 (Fenouil et Céleri à côtes), 1987 (Pastèque), 1991 (Chicorée witloof –Endive), 1992 (Chou brocoli), 1993 (Céleri branche), 1994 (Betterave potagère), 1996 (Asperge) et 2008 (Navet).

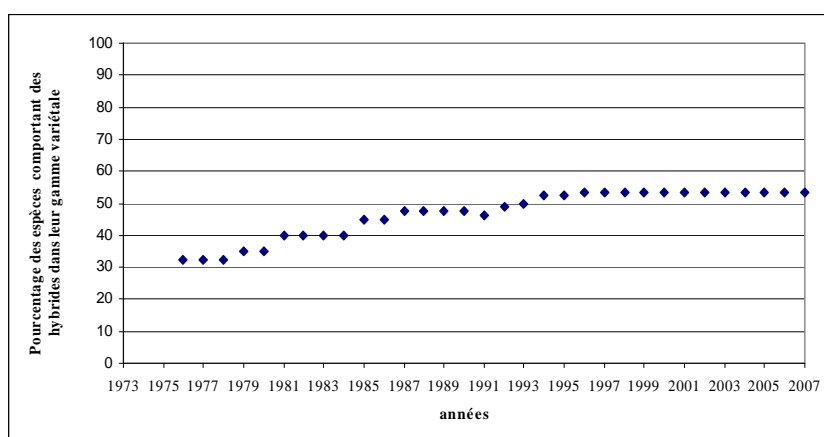


Figure 1a. Progression de 1976 à 2007 du pourcentage d'espèces légumières qui comportent des hybrides dans leur gamme variétale inscrite au Catalogue Officiel français.

Les éditions du Catalogue de 1976 à 2007 ont été dépouillées pour toutes les espèces, excepté quelques espèces mineures (Chou rave, Pois chiche, Potiron, Radis rave et Scorsonère) et les espèces à multiplication végétative (Ail, Artichaut, Cardon, Echalote). Sur la base de ces données, la progression au cours du temps des hybrides parmi les espèces légumières a été régulière (Figure 1a). Elle marque le pas depuis le début des années 1990, car pour les espèces restantes, la formule hybride est pour le moment soit sans intérêt économique, soit techniquement impossible. Au total en 2007, les hybrides faisaient partie de la gamme variétale de vingt-deux espèces légumières sur un total de quarante-deux comptabilisées, soit 53% des espèces. Ce pourcentage est surévalué du fait de la dizaine d'espèces, à multiplication végétative ou mineures qui n'ont pas été intégrées dans le calcul, et pour lesquelles il n'y a pas d'hybrides inscrits.

¹ Les nouveaux cultivars commercialisés sur le marché européen sont inscrits au Catalogue français, ou aux catalogues d'autres Etats de l'Union Européenne, en particulier des Pays-Bas, d'Espagne et d'Italie. De plus, pour certaines espèces, les inscriptions sont faites principalement à l'étranger (ex : aux Pays-Bas pour le Chou de Bruxelles, l'Artichaut, l'Oignon, le Poireau; et en Italie pour la Tomate d'industrie).

² Les premières listes d'hybrides ont été dressées en 1973, avec prise d'effet à cette date, mais c'est seulement à partir de l'édition 1976 du Catalogue Officiel qu'ils apparaissent.

³ La commercialisation d'hybrides en espèces légumières est bien antérieure à 1973. En effet les hybrides sont apparus avant 1960 pour la tomate (F1 *Fournaise* de Vilmorin lancée en 1956), la Courgette et le Chou cabus, probablement aussi pour le Chou de Bruxelles (cultivars japonais), dès le début des années 1960 pour les Epinards (cultivars néerlandais), vers 1966 pour les premiers hybrides F1 INRA d'Aubergine (*Baluroi*), de Piment (*Lamuyo*) et de Tomate (*Montfavet 63-4*, *Montfavet H63-5* et *Montfavet 63-18*). Suite à la création du premier hybride INRA F1 d'endive *Flambor*, l'hybride F1 *Zoom*, adapté à la culture en conditions hydroponiques, a été lancé en 1974.

La progression des hybrides dans le volume total des cultivars inscrits, toutes espèces confondues (Figure 1b) suit une progression régulière. En 2007 les hybrides représentaient 54% des cultivars inscrits (1269 sur un volume total de 2353 cultivars).

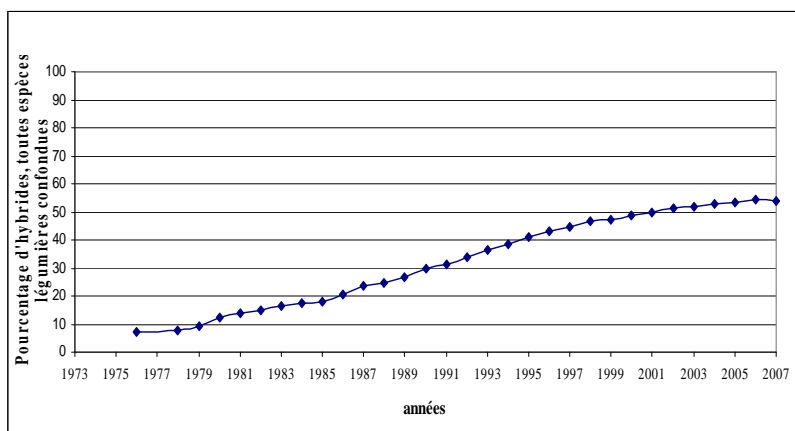


Figure 1b. Progression de 1976 à 2007 du pourcentage d'hybrides, toutes espèces légumières confondues, dans les cultivars inscrits au Catalogue Officiel français⁴.

Les hybrides représentaient en 2007 un pourcentage variable des cultivars inscrits des espèces allogames: Chou brocoli (100%), Chicorée witloof (97%), Melon (95%), Concombre (93%), Courgette (93%), Asperge (92%), Pastèque (89%), Carotte (86%), Chou cabus (84%), Chou fleur (83%), Chou rouge (78%), Chou de Milan (76%), Fenouil (75%), Epinard (64%), Cornichon (43%), Oignon et Radis (35%), Betterave potagère et Chou de Bruxelles (33%). Chez les espèces autogames, ils dominent presque complètement la gamme variétale: Aubergine (90%), Piment (92%) et Tomate (97%). Ces chiffres montrent qu'à l'exception des espèces à petit nombre total de cultivars (Chou de Bruxelles, Cornichon, Betterave potagère), et du Radis et l'Oignon⁵, les hybrides ont envahi la gamme variétale (Figure 2, côté droit) des espèces chez lesquelles ils existent. En d'autres termes, l'effort de sélection et sa valorisation sont orientés principalement vers la création d'hybrides.

Sauf exception, quand la structure hybride apparaît pour une espèce légumière donnée, sa fréquence dans les nouveaux cultivars inscrits augmente régulièrement au cours du temps, jusqu'à représenter la majorité, voire la totalité, des cultivars inscrits. La courbe de progression des hybrides dans la gamme variétale inscrite en France, illustrée en Figure 3 pour la tomate, est similaire pour l'Aubergine, le Piment, le Melon, le Concombre, la Courgette, la Pastèque, la Carotte, le Chou cabus et le Chou fleur, si ce n'est des décalages pour l'année d'apparition des hybrides dans le catalogue et leur pourcentage en 2007. Les hybrides de Chicorée witloof (72% des cultivars inscrits en 1991, et 97% en 2007) et d'Asperge (70% en 1996 et 92% en 2007) ont eu une progression encore plus rapide. Les hybrides de Betterave potagère, d'Epinard et de Fenouil ont également une courbe de progression régulière, mais leur proportion dans la gamme variétale restait modérée en 2007 (33%, 64% et 75% respectivement). Dans le cas des autres espèces (Chou Brocoli, Chou rouge, Chou de Milan, Chou de Bruxelles, Cornichon, Oignon, Radis et Céleris feuille) les profils d'évolution sont très variables, pour des raisons spécifiques à chaque espèce.

⁴ Le comptage des cultivars hybrides et des cultivars non hybrides est « brut », c'est-à-dire que leur éventuel statut « radié » n'a pas été pris en compte.

⁵ Le rendement financier de la culture de Radis n'est pas en mesure d'absorber le surcoût des semences hybrides. Chez l'Oignon, les hybrides se sont imposés en culture de plein champ, mais ne progressent plus en maraîchage (dont les surfaces ont beaucoup diminué).

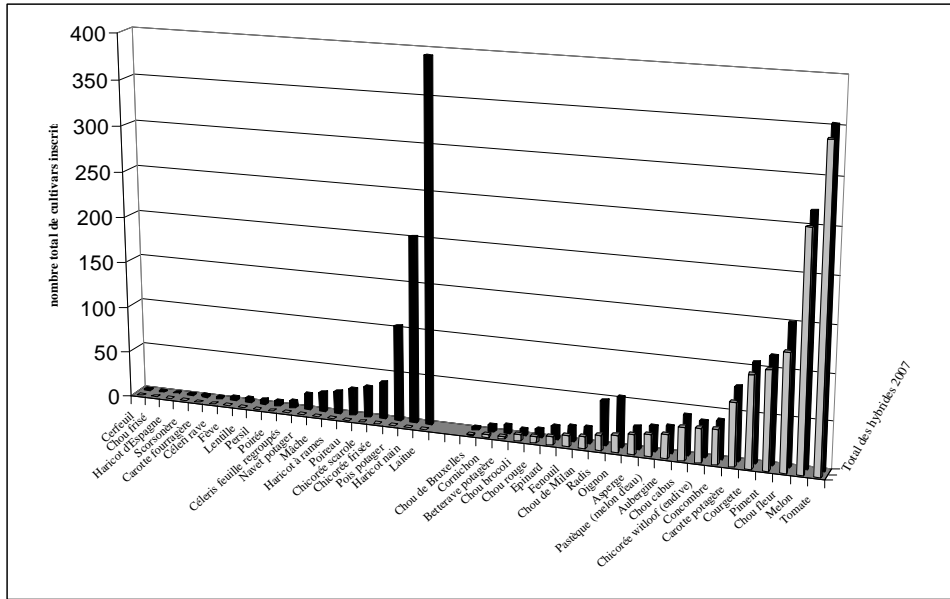


Figure 2. Relation entre le nombre total de cultivars inscrits en 2007 (noir) pour chaque espèce légumière, et le nombre d'hybrides (hachuré). Sur la gauche du graphique sont portées les espèces légumières ne comportant pas d'hybrides dans leur gamme variétale. Sur la droite, les espèces comportant des hybrides dans leur gamme variétale.

En 2007, pour vingt espèces légumières au total, parmi lesquelles dix autogames (Haricot nain, Haricot à rames, Haricot d'Espagne, Laitue, Lentille, Mâche, Pois potager) ou espèces sélectionnables en régime autogame (Fève, Chicorée frisée, Chicorée scarole) et dix allogames (Carotte fourragère, Céleri feuille -regroupés, Céleri rave, Cerfeuil, Chou frisé, Navet potager, Persil, Poireau, Poirée, Scorsonère) la gamme variétale du Catalogue Officiel français ne comportait pas d'hybrides (Figure 2). Pour ces espèces, l'absence d'hybride est due soit à l'absence de stérilité mâle, soit à leur inaptitude à la production industrielle de semences (coût trop élevé, taux de multiplication de l'espèce trop faible), soit à un débouché commercial réduit⁶. On notera que pour le Poireau des hybrides existent mais sont inscrits aux Pays-Bas; pour le Navet un premier hybride a été inscrit en France en 2008. On remarquera aussi que la Laitue, le Pois potager et le Haricot nain disposent d'une gamme variétale importante (Figure 2, côté gauche) mais dépourvue d'hybrides. Dans le cas du Pois et du Haricot, des stérilités mâles géniques (récessives) sont disponibles mais la création d'hybrides n'a pas été adoptée, bien qu'il y ait de la vigueur hybride, du fait de la difficulté de réaliser la pollinisation des fleurs cléistogames (McPHEE, 2004, 2005) et du faible taux de multiplication de ces espèces. Le cas de l'Artichaut est un cas à part; pour cette espèce à multiplication traditionnellement végétative, la voie hybride a fait l'objet de recherches en France (PÉCAUT et FOURY, 1992; FOURY *et al.*, 2005), mais l'exploitation commerciale est réalisée par un semencier néerlandais qui inscrit ses obtentions aux Pays-Bas. Il n'y a donc pas d'hybrides d'artichaut au Catalogue français.

L'étude du Catalogue Officiel montre donc, comme nous l'avons illustré (Figures 2 et 3), que dès que la fabrication d'hybrides est techniquement et industriellement possible sur une espèce, et compatible avec la marge du producteur, ce type variétal envahit généralement la gamme des cultivars. Son analyse doit cependant être critique du fait de l'existence de biais, en particulier (1) de nombreuses variétés ne sont pas inscrites en France mais à l'étranger (Pays-Bas, Italie, Espagne), et (2) les nombreuses lignées et populations listées dans

⁶ Le cas des céleris est à part: les hybrides apparus au Catalogue français en 1985, en ont disparu à partir de 2002.

le registre des variétés anciennes à usage amateur (constitué de 99% de ce type de matériel) n'ont pas été prises ici en compte dans l'analyse des données.

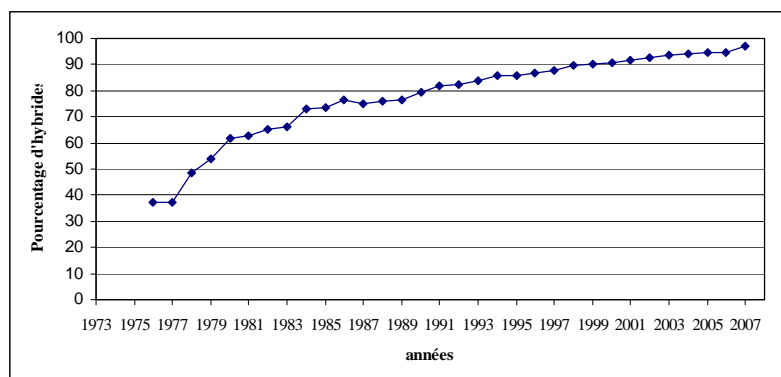


Figure 3. Progression de la proportion de cultivars hybrides de Tomate dans le Catalogue Officiel français de 1976 à 2007.

Malgré les atouts des hybrides, il faut cependant mentionner l'existence de secteurs où ils n'ont pas pu s'imposer. En Tomate d'industrie le taux de pénétration des hybrides se heurte à la faible marge du producteur, aussi une grande part des efforts de sélection est encore consacrée à la création de lignées commerciales performantes. Pour l'Oignon, des efforts de sélection sont encore consacrés par des établissements de sélection privés au maintien et à la création de populations améliorées et stabilisées, avec un succès significatif aux Pays-Bas (notamment dans le type *Rijnsburger*). Pour le Melon, il a fallu une dizaine d'années pour que les hybrides F1 arrivent, à partir de 1980, à supplanter de très bonnes lignées commerciales. Chez cette espèce, qui présente une faible vigueur hybride, de très bonnes lignées peuvent en effet concurrencer les formules hybrides.

3 - LES DIFFERENTS TYPES D'HYBRIDES CHEZ LES ESPECES LEGUMIERES

La majorité des hybrides d'espèces légumières sont des hybrides F1, issus du croisement de deux lignées. Dans le cas du Melon, du Concombre, de la Courgette, du Cornichon, de l'Aubergine, du Piment et de la Tomate, les lignées parentales sont pures ou quasi pures, car ces espèces ne présentent pas ou peu de dépression de vigueur due à l'homozygotie. Pour les espèces chez lesquelles la dépression de vigueur est forte, comme la Carotte, les Choux, l'Oignon et le Radis, l'autofécondation des lignées (ou les croisements frères sœurs qui permettent une progression plus lente vers l'homozygotie) est conduite jusqu'à un compromis acceptable entre niveau d'homozygotie et vigueur. De plus, le niveau d'expression de l'effet d'inbreeding au sein d'une espèce donnée (ex: Asperge, Radis, Carotte) est variable d'un génotype à l'autre, ce qui permet d'obtenir par sélection des lignées moins affectées par l'augmentation du niveau d'homozygotie. Une fois les lignées obtenues, la fabrication d'hybrides F1, trois voies ou quatre voies permet alors d'obtenir des compromis acceptables entre vigueur hybride et homogénéité phénotypique.

L'Asperge, espèce dioïque, constitue un cas intéressant pour lequel les techniques de culture *in vitro* (micro-propagation des géniteurs intéressants, androgenèse *in vitro* permettant d'obtenir rapidement des lignées) ont contribué à la création successive de plusieurs types d'hybrides, en particulier des hybrides dits « de clone » issus du croisement de parents hétérozygotes clonés (l'un mâle, l'autre femelle), ou des hybrides F1 100% mâles (très productifs et de grande longévité) issus du croisement entre une lignée super mâle obtenue par

androgénèse et une lignée femelle (CORRIOLS *et al.*, 1990; DORÉ, 1977). Chez le Poireau, espèce polyploïde très sensible à l'inbreeding, la sélection s'est orientée vers la création d'hybrides où l'un des parents est un clone hétérozygote mâle stérile et l'autre parent est une population stabilisée.

En conclusion, les types d'hybrides développés commercialement dépendent à la fois de la biologie florale des espèces, de l'implication éventuelle de techniques de cultures *in vitro* dans le développement des parents, ainsi que du succès des sélectionneurs à créer des lignées fertiles assurant une bonne production de semences hybrides. Ainsi le profil des structures hybrides développées dans une espèce donnée (F1, trois voies, quatre voies, hybrides de clone, autres) peut évoluer dans le temps, comme cela a été le cas par exemple pour l'Asperge et le Chou fleur.

Tableau 1. Biologie florale des espèces légumières, processus féminisants naturels et artificiels, et modes de pollinisation exploités pour la fabrication d'hybrides.

| Régime de reproduction | Famille botanique | Espèce | Processus "féminisant" | Pollinisation ⁷ | source | |
|------------------------|-------------------------|--|---|---|--|---|
| AUTOGAMES | Solanacées | Aubergine | castration manuelle, (stérilité mâle génique), gamétocides mâles chimiques | manuelle | Sidhu et al. (2004, 2005a) | |
| | | Piment (doux et fort) | castration manuelle, stérilité génique et géno-cytoplasmique, gamétocides mâles chimiques | manuelle | Janick (1998), Hundal et Dhall (2004), Joshi et Berke (2004, 2005) | |
| | | Tomate | castration manuelle, stérilité mâle génique | manuelle | Janick (1998), Cheema et Dhaliwal (2004,2005) | |
| ALLOGAMES | Cucurbitacées | Concombre, Courgette, Melon, et Pastèque | castration manuelle, élimination manuelle des fleurs mâles, utilisation d'éthéphon ou de nitrate d'argent sur les cucurbitacées monoïques, gynocéie, stérilité mâle (gènes récessifs) | manuelle ou entomophile | Robinson (1999) | |
| | | Liliacées | Oignon | stérilité mâle géno-cytoplasmique | entomophile | Foury et Schweisguth (1992), Janick (1998), Pathak (1999), Sidhu et al. (2005b) |
| | | | Poireau | stérilité mâle cytoplasmique probablement | entomophile | Janick (1998) |
| | Apiacées (Ombellifères) | Carotte | stérilité mâle géno-cytoplasmique (1) pétaloïde et (2) anthères brunes | entomophile | Bonnet (1992), Pritam Kalia (2004, 2005) | |
| | | Céleri | stérilité mâle cytoplasmique probablement | entomophile | Janick (1998) | |
| | Astéracées (Composées) | Artichaut | Protérandrie, stérilité mâle génique, peut être compétition pollinique | entomophile | Foury (1967), Pécaut (1978, 1986) | |
| | | Chicorée witloof | auto-incompatibilité et compétition pollinique | entomophile | Pécaut (1962), Bannerot et Fouilloux (1970), Bannerot (1983) | |
| | Brassicacées | Choux | auto-incompatibilité sporophytique, stérilité mâle génique et géno-cytoplasmique (Ogura) | entomophile | Hervé (1992), Zhiyuan Fang et al. (2004), Ogura (1968) | |
| | | Navet | auto-incompatibilité sporophytique, stérilité mâle géno-cytoplasmique | entomophile | Janick (1998), Pritam Kalia (2004, 2005) | |
| | | Radis | auto-incompatibilité sporophytique, stérilité mâle géno-cytoplasmique (Ogura) | entomophile | Bonnet (1975a), Pritam Kalia (2004, 2005) | |
| | Chénopodiacées | Betterave potagère. | stérilité mâle (géno)-cytoplasmique | anémophile | Pritam Kalia (2004, 2005) | |
| | | Epinard | élimination des plantes mâles dans les types dioïques, ou utilisation de la monoécie quand elle existe | anémophile | Janick (1998), Wehner, 1999, Nagendra Rai et Mathura Rai (2006) | |

⁷ Pouvreau (1984 a,b) donne plus détails.

4 - LES METHODES DE FABRICATION DES HYBRIDES CHEZ LES ESPECES LEGUMIERES

Outre l'élimination des plantes mâles (dans le cas des espèces dioïques) et la castration manuelle ou chimique (chez les espèces à fleurs hermaphrodites et à fort taux de multiplication), il existe de nombreux mécanismes naturels de la biologie florale qui favorisent ou rendent obligatoire l'allopollinisation, et que les sélectionneurs ont su maîtriser et intégrer dans les programmes de sélection : auto-incompatibilité sporophytique ou gamétophytique, compétition pollinique, stérilités mâles géniques dominantes, récessives ou géno-cytoplasmiques, gynoécie. Le Tableau 1 rassemble des éléments d'information sur la biologie florale d'un certain nombre d'espèces légumières et l'ensemble des mécanismes naturels et artificiels utilisés, pour chacune, pour la fabrication d'hybrides. Il est cependant difficile de faire la part, parmi les mécanismes décrits dans la littérature scientifique, de ceux qui sont utilisés en pratique.

On trouve dans SANJEET KUMAR et SINGH (2004) une synthèse des mécanismes génétiques et non génétiques (régulateurs de croissance, gamétocides, ...) pouvant être employés pour le développement d'hybrides chez les légumes. SINGH *et al.* (2005), ainsi que NAGENDRA RAI et MATHURA RAI (2006), présentent une synthèse historique de ces mécanismes pour de nombreuses espèces.

En bilan, divers mécanismes favorisant l'allogamie existent chez la plupart des espèces. Leur utilisation pour la fabrication d'hybrides est obligatoire chez les espèces dont les inflorescences ont un faible taux de multiplication, ou dont la manipulation est délicate à cause de la taille des fleurs. La castration ou l'emploi de diverses substances chimiques supprimant la fonction mâle des fleurs, suivis de l'hybridation manuelle, coexistent avec ces mécanismes.

5 - L'HETEROSIS, UN DES ATOUTS DES HYBRIDES PAR RAPPORT AUX VARIETES CONVENTIONNELLES

Malgré l'importance économique des hybrides, la recherche et la sélection pour l'hétérosis se sont rapidement déplacées du secteur public vers le secteur privé, ce qui a eu pour résultat une réduction des publications, en particulier sur l'évaluation de l'hétérosis. Ainsi, pour les espèces légumières (ainsi que pour les espèces florales), on trouve relativement peu de publications à ce sujet.

La présence d'hétérosis chez des autogames comme le Haricot, le Pois potager et la Laitue est soit non évoquée⁸ (FOUILLOUX et BANNEROT, 1992; COUSIN, 2003 ; MAISONNEUVE, 2003), soit controversée (JANICK, 1978 ; WEHNER, 1999). Par contre elle est mentionnée chez d'autres espèces ne présentant également pas de dépression de vigueur mais dont la biologie florale se prête plus à la fabrication d'hybrides, comme par exemple la Courgette (PARIS, 2008). Pour la plupart des autres espèces légumières, la présence d'hétérosis est mentionnée dans la littérature. L'hétérosis est le plus souvent exprimé en termes de rendement, et il est calculé par rapport à la performance moyenne des deux parents de l'hybride, du meilleur parent ou d'un cultivar standard. Sa valeur peut être surestimée si elle est calculée par rapport à des lignées ou populations traditionnelles qui ne font plus l'objet d'un effort d'amélioration⁹. Pour une même espèce végétale, les valeurs de l'hétérosis sont très variables selon les sources et les lignées parentales utilisées. Le Tableau 2

⁸ Mentionner l'hétérosis ne présente d'intérêt que lorsque son exploitation est possible, ce qui n'est pas le cas, du moins pour le moment, pour ces espèces.

⁹ L'effort de sélection est concentré depuis une trentaine d'années sur les lignées parentales d'hybrides, leur valeur propre et leur aptitude spécifique à la combinaison.

présente un exemple de valeurs de l'hétérosis pour différentes espèces, rassemblées par WEHNER (1999). Cet auteur avait en outre calculé qu'à l'époque (1999), le gain de rendement apporté par les hybrides (par rapport aux cultivars classiques) aux USA avait permis de nourrir 18% de personnes en plus sans augmentation de la surface cultivée.

L'hétérosis pour le rendement doit être mis en perspective dans la mesure où l'avantage qu'il confère concerne parfois la seule production précoce et non le rendement total. C'est par exemple le cas de l'Asperge chez qui l'hétérosis s'exprime essentiellement durant les 4 premières années de production (WEHNER, 1999). En Radis et Carotte, l'hétérosis est particulièrement intéressant pour les productions primeurs (BONNET, 1984).

Tableau 2. Niveaux d'expression de l'hétérosis chez les plantes légumières (d'après Wehner, 1999).

| Famille | Espèce | Caractère | Niveau ou gamme de variation de l'hétérosis pour ce caractère |
|-------------------------|------------------------|----------------------|---|
| Solanacées | Aubergine | rendement | 33% - 97% |
| | Piment | rendement | 28% - 47% |
| | | rendement qualitatif | 75% |
| | Tomate | rendement précoce | 40% |
| rendement tardif | | 5% | |
| Apiacées (Ombellifères) | Carotte | rendement | 25% - 40% |
| Brassicacées | Chou | rendement | 12% - 15% |
| | Chou brocoli | rendement | 40% - 90% (surestimé) |
| | Chou fleur d'été | rendement | en moyenne 10% |
| Chénopodiacées | Epinard | rendement | 16%-20% |
| Cucurbitacées | Concombre | rendement | 5% |
| | Melon | précocité | 3% |
| | | rendement | 8% |
| | Courgette (zucchini) | rendement | 11% - 84% |
| | Courgette (type jaune) | rendement | 0% - 82% |
| Pastèque | rendement | en moyenne 10% | |
| Liliacées | Asperge | rendement | 64% - 149% |
| | Oignon | rendement | 14% - 67% |

L'hétérosis se manifeste d'autant mieux que les conditions de milieu sont moins favorables, autrement dit les hybrides s'adaptent mieux à des conditions difficiles¹⁰ que leurs lignées parentales ou des variétés traditionnelles, grâce à leur meilleure homéostasie (stabilité des performances). Par exemple pour la Tomate, un meilleur rendement provient d'une meilleure nouaison, et en conditions défavorables (ex : basses températures de contre saison), l'hétérosis se manifeste par la quantité, la qualité et la valeur fécondante du pollen formé (PHILOUZE et LATERROT, 1992). D'une manière générale, l'hétérosis est d'autant plus marqué que les lignées parentales sont génétiquement éloignées.

La nature de l'hétérosis, exploité par les hybrides F1 via le croisement de deux lignées pures, est discutée en détail par GALLAIS (2009). Si dominance et épistasie sont impliquées fortement, la superdominance vraie sur différents loci été rarement démontrée. Pour répondre à la question « *L'hétérosis observé reste-t-il exploitable lorsqu'on exclut tout phénomène de superdominance, c'est-à-dire lorsqu'il est théoriquement fixable ?* », FOUILLOUX (2001) a comparé par simulation informatique le progrès génétique obtenu au cours de cycles de sélection récurrente par voies 'lignées pures' ou 'hybride F1' à partir de mêmes populations et dans des

¹⁰ Toute proportion gardée, ces hybrides étant cultivés dans des systèmes très spécialisés.

conditions de coût comparables. Il résume ainsi ses résultats : « Lorsqu'il y a équiprobabilité des allèles favorables/défavorables à chaque locus et des relations de dominance entre ces deux types, on observe souvent un léger avantage des hybrides mais il est rapidement rattrapé par les lignées pures au cycle suivant : cela n'explique donc pas le phénomène d'hétérosis et son utilisation en création variétale. L'addition dans le modèle de fortes liaisons entre loci pour générer des 'pseudo-superdominance' n'explique pas, non plus, le phénomène. La seule modalité, en l'absence de superdominance, qui explique un avantage des hybrides à long terme est la rareté des allèles favorables dans la population. L'hybride F1, réunissant deux cortèges géniques a ainsi plus de chances d'exprimer ces rares allèles favorables que les lignées pures n'en ayant qu'un. Plus que la superdominance, c'est sans doute ce qui explique l'hétérosis observée chez beaucoup d'espèces. On comprend ainsi l'idée empirique de création de pools géniques pour créer ces hybrides. Ce type d'hétérosis est donc fixable à très long terme mais la voie 'hybride' permet d'obtenir ce progrès génétique beaucoup plus rapidement que la voie 'lignée pure'. En d'autres termes, l'hétérosis n'est pas l'apanage exclusif des cultivars hybrides et peut, à condition d'y mettre plus de temps, être exploité par d'autres structures génétiques.

6 - LES AUTRES ATOUTS DES HYBRIDES CHEZ LES ESPECES LEGUMIERES

L'hétérosis peut se chiffrer facilement en terme d'augmentation de rendement. Mais il n'est pas le seul facteur à l'origine du succès des hybrides, puisque chez les légumes, l'aspect et/ou le comportement après récolte du produit récolté compte autant sinon plus que le rendement quantitatif pour le succès à la mise en marché.

L'état hybride permet d'égaliser l'homogénéité des lignées pures, tout en compensant, lorsqu'elle existe, leur dépression de vigueur. L'homogénéité est particulièrement importante pour les légumes en général et notamment pour les Choux (récolte plus précoce et plus groupée) et la Carotte (forte diminution des racines hors calibre et déformées), car les variétés populations traditionnelles de ces espèces sont hétérogènes¹¹ (HERVÉ, 1992; BONNET, 1975b). La stabilité dans le temps d'un hybride est également une plus value par rapport aux variétés populations, bien que la différence soit moindre si la comparaison est faite avec du matériel commercial sélectionné (lignées ou variétés stabilisées).

D'autres avantages que l'hétérosis et l'homogénéité accompagnent l'état hybride (BONNET, 1984; WEHNER, 1999; PÉCAUT et FOURY, 1992) comme la précocité (Tomate, Asperge, Artichaut), une croissance plus rapide dès la germination et donc une plus grande vigueur (Tomate, Carotte, Radis, Oignon), et un rendement qualitatif nettement amélioré (Piment, Carotte, Radis).

Le cumul immédiat de nombreux gènes de résistance aux maladies grâce aux combinaisons hybrides est un autre avantage important des structures hybrides. Il est largement utilisé pour la Tomate, le Piment, le Melon, et le Concombre. Par exemple, la plupart des hybrides de Tomate actuels cumulent à l'état hétérozygote des gènes dominants de résistance aux agents pathogènes, en particulier les gènes *Ve* (*Verticillium dahliae*), *Mi* (*Meloidogyne incognita*), *Fol-1* et *Fol-2* (*Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* races 0 et 1), *Frl* (*Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici*), *Tm-2²* (*Tobacco mosaic virus* race 1), *Cf-5* (*Fulvia fulva*), et *Sw-5* (*Tomato spotted wilt virus*). La fréquence dans les hybrides actuels de Tomate des gènes de résistance à l'*Oidium lycopersicum* (*ol*), à *Leveillula taurica* (*Lv*), ou au *Tomato yellow leaf curl virus*, augmente progressivement. Le gène *Tm-2²* doit impérativement être utilisé à l'état hétérozygote (donc dans une structure variétale hybride F1), car à l'état homozygote il provoque une perte de fertilité importante; il est également préférable d'utiliser à l'état hétérozygote le gène *Mi* de résistance à *Meloidogyne incognita*, pour la même raison. Chez le Piment, les hybrides sont presque tous porteurs, dans des

¹¹ . Il existe cependant des populations améliorées qui sont relativement homogènes.

combinaisons de gènes variables, de résistances au PVY¹² (0, 1, 1-2) au TMV¹³ (race 0), PMMV¹⁴ (races 1-2, et 1-2-3) et au TSWV¹⁵; par contre les résistances partielles au CMV¹⁶ et au *Phytophthora capsici* sont moins fréquemment présentes et la résistance à *Xanthomonas vesicatoria* commence à être introduite dans les nouveautés. En Melon, outre la présence fréquente dans les hybrides actuels des gènes de résistances aux races 0, 1 et 2 de *Fusarium oxysporum* f. sp. *melonis*, aux races 1 et 2 de *Sphaerotheca fuliginea* (*Podosphaera fuliginea*), à la race 1 de *Erysiphe cichoracearum* (*Golovinomyces cichoracearum*), on peut trouver aussi la résistance au puceron *Aphis gossypii*, une résistance intermédiaire à la race 1-2 de *Fusarium* et les résistances aux virus ZYMV¹⁷ et MNSV¹⁸.

D'autres avantages des hybrides sont plus spécifiques à chaque espèce. Ainsi, chez la Tomate, l'intérêt de gènes tels que ceux qui inhibent la maturation des fruits, *ripening inhibitor* (*rin*) et *non ripening* (*nor*), est conditionné à leur emploi à l'état hétérozygote. En effet, les tomates homozygotes pour l'un ou l'autre de ces gènes produisent des fruits très fermes, de faible saveur, qui ne se colorent pas en rouge à maturité et dont la durée de conservation est très longue. Par contre, à l'état hétérozygote, la texture est encore ferme mais les fruits ont plus de saveur, se colorent à maturité, et leur durée de conservation est améliorée, bien qu'inférieure à celle des lignées homozygotes. L'utilisation de ces gènes à l'état hétérozygote est cependant insatisfaisante, et les efforts actuels d'amélioration de la qualité de la tomate utilisent d'autres approches génétiques.

La structure hétérozygote permet aussi de masquer des caractères défavorables. Par exemple chez le Melon, plusieurs gènes dominants de résistance à l'oïdium sont liés à un phénomène de nécrose généralisée de la plante, en particulier en jours courts et à faible luminosité (PITRAT et RISSER, 1992). La résistance étant dominante et la tendance à nécroser étant récessive, un hybride F1, par nature hétérozygote, sera résistant à l'oïdium mais ne présentera pas de nécrose. La résistance ne peut donc être utilisée que dans des hybrides F1.

La Pastèque constitue un cas original dans la mesure où la structure hybride a été exploitée en sélection pour tirer un avantage original, à savoir la création de matériel triploïde et stérile, issu du croisement entre une lignée diploïde et une lignée tétraploïde, et qui produit des fruits sans graines, de consommation plus agréable (RHODES et ZHANG, 1999).

Chez les Choux, les possibilités de croisement entre lignées parentales d'origine différente permettent de créer des hybrides F1 originaux et homogènes, comme ceux issus de croisement entre Chou fleur d'automne et d'hiver, Chou pommé de Milan et Chou cabus, voire Brocoli et Chou fleur (HERVÉ, 1992).

L'ensemble des avantages issus de l'effort de sélection intense pour créer des hybrides se traduit bien sûr par un coût des semences hybrides beaucoup plus élevé que celui des variétés traditionnelles (on trouve des exemples dans PÉRON, 1999). Chez les légumes, ce coût supplémentaire intervient, selon les espèces, plus ou moins fortement dans le prix de revient de la culture.

¹² *Potato Virus Y*

¹³ *Tobacco Mosaic Virus*

¹⁴ *Pepper Mild Mottle Virus*

¹⁵ *Tomato Spotted Wilt Virus*

¹⁶ *Cucumber Mosaic Virus*

¹⁷ *Zucchini Yellow Mosaic Virus*

¹⁸ *Melon Necrotic Spot Virus*

7 - LES RELATIONS ENTRE LES EVOLUTIONS TECHNIQUES ET LES HYBRIDES

A partir des années 1960-1970, la standardisation et les exigences d'homogénéité du produit de la part de l'aval de la filière légumes (distribution, commercialisation), ainsi que la précision et la technicité croissante de modes de production de plus en plus mécanisés (semis direct, semis de précision, récolte) ou sophistiqués (abris verre et plastique, hors sol), et donc coûteux, ont entraîné le besoin de variétés à la fois plus productives et plus homogènes. Les hybrides ont permis de répondre à ces exigences. Ainsi les hybrides de Carotte, outre leur valeur propre, ont été valorisés simultanément par la mise au point d'un calibrage-graduage des semences (naturellement, ces semences sont très hétérogènes en dimension et état physiologique) et de semoirs améliorés. Ces améliorations techniques permettent une maîtrise de la concurrence entre plantes dès la germination et contribuent à réduire l'hétérogénéité des récoltes.

Un autre bon exemple est celui de l'Endive, qui était traditionnellement forcée avec terre de couverture, dans des conditions de forte pénibilité du travail, et avec une qualité du produit récolté variable. La mise au point simultanée des hybrides F1, d'une méthode de détection de l'aptitude physiologique des racines au forçage (JOLIVET *et al.*, 1974; JOLIVET et FIALA, 1981), et d'une méthode de forçage sans terre de couverture (BANNEROT *et al.*, 1976), en conditions hydroponiques et climatisées facilement mécanisables, ont révolutionné la culture de l'Endive à partir du milieu des années 1970.

Les hybrides F1 INRA de Tomate *Montfavet H63-4*, *Montfavet H63-5* et *Montfavet H63-18*, expérimentés au début des années 1960 ont connu un succès extraordinaire du fait de leur bonne adaptation à des conditions de culture variées, notamment sous abri à une époque où ce type de culture s'est fortement développé (PHILOUZE, 1997). La forte valeur ajoutée des hybrides cultivés dans ces conditions intensives (qualité, extension du calendrier de production et de disponibilité sur le marché), a permis aux producteurs d'absorber le surcoût des semences.

Chez l'Artichaut, la création d'hybrides (ou de lignées) disponibles sous forme de semences alors que les variétés traditionnelles sont reproduites végétativement, pourrait, sous réserve de surmonter plusieurs difficultés¹⁹, dont celle de la production de semences, modifier profondément les techniques de culture de cette espèce du fait de l'élimination des inconvénients de la multiplication végétative (PÉCAUT et FOURY, 1992; FOURY *et al.*, 2005).

En bilan, l'amélioration des systèmes et techniques de culture permet de renforcer la valorisation du potentiel génétique des hybrides. Si les variétés anciennes étaient peu spécialisées et cultivées dans des systèmes peu intensifs, les hybrides modernes sont eux très spécialisés pour l'adaptation à des zones de production, à des modes et calendriers de culture très précis (et parfois aussi pour des utilisations particulières). Ceci est particulièrement le cas en Solanacées, Cucurbitacées et Chou fleur.

8 - LES HYBRIDES ET LA DIVERSITE GENETIQUE

Les hybrides sont cultivés dans un contexte d'horticulture productiviste (qui assure leur rentabilité pour le semencier et le producteur, et peut-être un moindre prix d'achat des légumes pour le consommateur), et de circuits commerciaux toujours plus exigeants en matière de standardisation. Les types morphologiques des cultivars modernes sont en conséquence restreints, quoique la situation évolue avec une diversification des types variétaux pour quelques espèces notamment en Tomate (cerises, cocktail, grappes, couleur

¹⁹ Aucun hybride d'Artichaut n'est inscrit au catalogue français.

jaune, type *Cœur de boeuf*), Laitue (feuilles de chêne, feuillages rouges) et Melon (caractères de longue conservation du fruit après récolte, d'écorce non jaunissante à maturité, d'écorce lisse ou brodée, chair de couleur magenta, tous caractères déclinés dans divers types variétaux).

Cette apparente absence de diversité, pour laquelle le fait « hybride » n'est en rien responsable, masque une réelle diversité génétique nouvelle du fait de la richesse des hybrides en gènes et allèles qui affectent souvent des caractères non immédiatement visibles, comme la précocité et la résistance à des agents pathogènes, qui ne s'expriment qu'en culture, et échappent donc à la conscience du consommateur. Ceci n'empêche pas que les efforts de sélection et d'amélioration de la technologie des semences consacrés aux hybrides depuis plus de 40 ans, et l'envahissement par les hybrides des gammes variétales et des débouchés commerciaux ont abouti simultanément à la quasi disparition des variétés traditionnelles de plusieurs espèces légumières. Cette diversité patrimoniale existe cependant encore (en partie) du fait de la présence dans le Catalogue Officiel de plus de 200 variétés fixées et populations du domaine public qui sont maintenues par les semenciers, de l'existence du Registre national des variétés anciennes à usage amateur ouvert en 1997, du travail de maintien et diffusion de variétés anciennes de diverses associations, et de l'existence de diverses collections (MAGGIONI, 2004).

Pour les espèces où les hybrides présentent un intérêt significatif, la recherche et la sélection se sont donc en grande partie désintéressées de la valorisation commerciale de l'amélioration génétique sous forme d'autres structures génétiques que les structures hybrides, qu'il s'agisse de concentrer les allèles favorables dans des lignées ou dans des populations stabilisées après des cycles de sélection récurrente, d'améliorer leur homogénéité, qualité, ou d'introduire des résistances aux maladies. Cette deuxième voie, également porteuse de progrès génétique, est cependant, comme l'a montré FOUILLOUX (2001), moins rapidement efficace que la voie hybride. Mais des exemples de populations actuelles d'Oignon, de Choux, ou de lignées de Tomate d'industrie et de Melon montrent la validité de ces structures génétiques alternatives aux structures hybrides, en termes d'homogénéité, productivité et qualité.

Un mouvement existe dans de nombreux Etats, dont la France, pour la réintroduction en culture d'une plus grande diversité morphologique et de cultivars reproductibles par les producteurs, dans le cadre d'une horticulture moins industrielle, plus respectueuse de l'environnement, plus directement liée au consommateur via la commercialisation directe et/ou la promotion d'une valeur culturelle ou qualité de terroir (FOURY, 2005; MARCHENAY et LAGARDE, 1987; MARCHENAY et BERARD, 2008). Il y a donc un marché, encore marginal, pour des variétés améliorées non hybrides (également pour les variétés anciennes) destinées à des modes de production moins productivistes et moins exigeants. La sélection dite « participative », qui donne aux producteurs la possibilité de contribuer à la sélection de matériel dans leurs conditions particulières et y étant donc adapté, est une des voies possibles d'amélioration génétique, en particulier pour les espèces ou marchés de moindre enjeu économique. La recherche publique, si ce n'est aussi les établissements de sélection, devrait aussi contribuer à créer du progrès génétique pour ces créneaux.

9 - LES HYBRIDES, LA PROTECTION DU PROGRES GENETIQUE ET LA RENTABILISATION DES INVESTISSEMENTS EN RECHERCHE

La structure génétique des hybrides, en particulier des hybrides F1, tous issus de recherches longues et coûteuses, assure *de facto* leur protection intrinsèque (« built-in ») puisque seul l'obteneur, seul détenteur des lignées parentales, peut les reproduire à l'identique. Elle assure donc à ce dernier la sécurisation du retour sur les investissements en recherche nécessaires au développement continu de matériel végétal porteur de progrès génétique. Cet avantage majeur, ajouté à leur intérêt agronomique, explique le succès commercial des hybrides.

Cette protection totale et gratuite est bien distincte de la protection conférée par les dispositions du système légal de Protection des Obtentions Végétales, qui s'appuie sur les critères de Distinction, Homogénéité et Stabilité. Ce système, négocié à partir de 1950, a abouti à la Convention internationale de Paris en 1960, et fonctionne dans plus de cinquante Etats. Il a prouvé son efficacité pour la filière légumière. Il est régulièrement utilisé pour la protection de lignées commerciales (Haricot, Pois, Laitue, Chicorée, Mâche). Il est peu utilisé pour les lignées parentales d'hybrides et les les hybrides, et n'est pas utilisé pour les populations (du fait que ces structures génétiques ne satisfont pas aux critères DHS actuels). Il est généralement considéré par les décideurs de stratégie des sociétés de semences que les lignées parentales d'hybrides, multipliées sur des surfaces restreintes et confidentielles, sont suffisamment à l'abri du vol, et que la décision de les rendre publiques via un examen de protection officiel comporte des risques de divulgation. Ces dernières années, certains hybrides ont été protégés au titre d'autres stratégies, comme le droit en variétés essentiellement dérivées, la revendication d'évènements significatifs d'innovation variétale non brevetable, ou la lutte contre la contrefaçon des hybrides F1 par multiplication par voie végétative (Tomate, Concombre).

Dans cette panoplie de moyens de protection des lourds investissements en recherche, il reste à considérer la mise en place d'un système de protection ou de rentabilisation des populations améliorées, si elles devaient à l'avenir devenir des produits porteurs du progrès génétique. Cette solution génétique complémentaire à celle des hybrides devrait en effet être rendue compatible avec la rentabilité de l'investissement en recherche. Les critères d'examen DHS pourraient s'y adapter (par exemple, par l'utilisation de fréquences de niveau d'expression des caractères ou par marquage moléculaire). L'inventivité des sélectionneurs, des services en charge du secteur semences, ainsi que les stratégies commerciales, doivent être sollicitées pour que les populations améliorées puissent prendre une place dans les gammes variétales qui seraient alors mieux à même de correspondre aux besoins des différents types de production. Ce défi est important à relever, non seulement pour la production maraîchère européenne, mais aussi pour les productions moins intensives des tropiques, qui souffrent particulièrement de l'indisponibilité du progrès génétique à coût abordable²⁰.

Notre époque se caractérise par un recours de plus en plus fréquent à des méthodes de protection des innovations. Cependant, en matière de génétique végétale et d'amélioration variétale; on doit s'interroger sur la contre productivité probable à moyen terme, pour les sélectionneurs eux mêmes, d'un verrouillage excessif de l'accès au progrès génétique via une protection exacerbée²¹.

²⁰ On peut aussi imaginer pour les pays tropicaux l'existence de cultivars hybrides commercialisés à prix réduit. Mais quelque soit la solution variétale mise en œuvre, ces pays doivent améliorer la structuration de leurs propres filières 'sélection' et 'production de semences'.

²¹ Notamment par le système des brevets de gènes ou procédés, qui sont de plus en plus utilisés.

10 - CONCLUSIONS

Les espèces légumières idéales pour la fabrication de semences hybrides sont celles qui ont un taux élevé d'allogamie naturelle et de multiplication, et pour lesquelles on dispose de méthodes économiques de contrôle de l'auto et de l'allo pollinisation, ce qui est en particulier le cas des Choux, de certains légumes racines, de l'Asperge et de l'Épinard. Mais de grands succès économiques ont été aussi obtenus pour des espèces répondant moins à ces critères, comme un certain nombre d'autogames (ex : Tomate, Piment, Aubergine) ou d'espèces sélectionnées comme telles (ex : Melon, Concombre). Parmi les publications de synthèse dédiées aux hybrides des espèces légumières et à l'hétérosis, celles de JANICK (1998), WEHNER (1999), BASRA (2000), SINGH *et al.* (2005) et NAGENDRA RAI et MATHURA RAI (2006) méritent une attention particulière. NAGENDRA RAI et MATHURA RAI (2006), tout comme DUVICK (1999) abordent aussi l'intérêt économique des hybrides et les stratégies commerciales les concernant.

Les avantages agronomiques des hybrides sont nombreux. Certains sont directement liés à l'hétérosis comme la plus grande vigueur dès le stade plantule liée à une croissance plus rapide, la meilleure performance en conditions de culture non optimales, et un rendement plus élevé. D'autres avantages sont tout aussi importants comme le cumul de gènes dominants de résistance à plusieurs agents pathogènes, la modulation par l'état hétérozygote de gènes inutilisables à l'état homozygote (*rin* et *nor* chez la Tomate, résistance à l'oïdium chez le Melon), ou la création de types variétaux nouveaux (Pastèques apyrènes).

La culture de certaines espèces a été l'objet d'une véritable révolution grâce à la combinaison simultanée du progrès génétique apporté par les hybrides et d'un changement radical de techniques culturales qui l'ont magnifié. L'Endive à forcer sans terre de couverture, et les semences de haute qualité physiologique de Carotte en sont d'excellents exemples.

Un autre avantage des hybrides, qui n'est pas le moindre, est la protection *de facto* qu'assure leur structure génétique: leur reproduction à l'identique est impossible si l'on ne possède pas les lignées parentales. Leur descendance présente un éclatement de la diversité, d'autant plus forte que les lignées parentales sont génétiquement et phénotypiquement éloignées, et en conséquence elle est très rarement utilisée²². Ce trait particulier des hybrides assure aux sélectionneurs une sécurité qui est nécessaire au maintien des forts investissements en recherche, et en conséquence à l'avancée du progrès génétique.

Cet avantage pour les semenciers sélectionneurs est contesté par les mouvements qui mettent en cause la relation de dépendance entre producteurs et semenciers que les hybrides ont renforcée, ainsi que la réduction de la diversité cultivée que la standardisation du marché a provoquée simultanément au développement des hybrides. Sans entrer dans une polémique, on doit reconnaître que la situation de quasi monopole des hybrides dans la gamme variétale de nombreuses espèces, et leur très forte spécialisation, posent question, ne serait ce qu'au plan génétique. Sont-ils la seule voie porteuse du progrès génétique chez les espèces légumières ? Ces espèces sont cultivées non seulement dans des conditions de culture intensive où les hybrides excellent, mais aussi dans des systèmes moins spéculatifs, moins « énergivores » et moins exigeants quand à l'homogénéité du produit récolté et pour lesquels les hybrides ne constituent pas la seule réponse variétale adaptée. Si un effort de recherche était aussi consacré, au moins par la recherche publique et pour certaines espèces, à la mise au point de structures génétiques non hybrides porteuses de progrès génétique, et reproductibles, les reproches faits aux hybrides perdraient de leur acuité et les producteurs disposeraient d'un choix qui fait défaut aujourd'hui.

²² L'utilisation de descendance d'hybrides est possible si seul le rendement est recherché; cela est notamment possible dans les pays en voie de développement. Elle n'est pas envisageable si l'homogénéité du produit est déterminante.

REMERCIEMENTS

Mes remerciements chaleureux s'adressent à R. Brand, G. Seisson, F. Jourdan, J.M. Retailleau (GEVES, espèces légumières), Albert Bonnet, Guy Fouilloux, Claude Foury, Henri Laterrot, Pierre Pécaut (chercheurs retraités du Département de Génétique et Amélioration des Plantes de l'INRA), Claude Durantou (Technisem), Jules Janick (Department of Horticulture and Landscape Architecture, Purdue University, IND, USA) et H.S. Paris (Volcani Center, Israël) pour m'avoir fourni documentation, suggestions et commentaires précieux. Enfin, ma reconnaissance va à Evelyne Jullian, qui a dépouillé avec méthode et patience les données chiffrées des Catalogues Officiels français des espèces potagères.

Journée de l'A.S.F. du 5 Février 2009

BIBLIOGRAPHIE

- ALABOUVETTE L., TITARD A., 1933. Sur la possibilité d'utiliser dans la culture de la tomate des hybrides de première génération. *Le Sélectionneur Français* 2, 11-14.
- ATANASSOVA B. et GIORGIEV H., 2007. Expression of heterosis by hybridization. Pp 113-151 *In Genetic Improvement of Solanaceous Crops*, vol .2 Tomato. Razdan M.K. et Mattoo A.K. (Sc. Eds.), Science Publishers, Enfield, NH, USA.
- BANNEROT H., 1983. Compétition pollinique chez l'endive. *Colloque de physiologie de la reproduction sexuée*. Lyon, 23-24 Juin 1983.
- BANNEROT H., FOUILLOUX G., 1970. Nouvelles données sur le système d'incompatibilité de *Cichorium intybus*. Symposium la chicorée de Bruxelles. Eucarpia, Gembloux, 77-88.
- BANNEROT H., LESAIN C., de CONINCK B., 1976. Les techniques de forçage des racines d'endives continuent à évoluer. *Pépiniéristes, Horticulteurs, Maraîchers* 170, 21-27.
- BANNEROT H., PÉCAUT P., 1992. Les plantes légumières : présentation générale. Pp 361-378 *In Amélioration des Espèces végétales cultivées*, Objectifs et Critères de Sélection. Ed. sc. A. Gallais et H. Bannerot. INRA Editions: 768 pages.
- BASRA A.S., 2000. *Hybrid Seed Production in Vegetables: Rationale and Methods in Selected Crops*. Pub. Haworth Press, 135 pages.
- BONNET A., 1975a. Introduction et utilisation d'une stérilité mâle cytoplasmique dans des variétés précoces européennes de radis, *Raphanus sativus* L. *Ann. Amélior. Plantes* 25 (4), 381-397.
- BONNET A., 1975b. La culture d'hybrides de carotte en France. *Pépiniéristes, Horticulteurs, Maraîchers* 159, 29-33.
- BONNET A., 1984. L'amélioration génétique et la création de variétés hybrides de carotte. *Agricoltura delle Venezie* 38 (3/4), 147-152.
- BONNET A., 1992. Carotte: la production de semences hybrides. *Bulletin de la fédération nationale des agriculteurs multiplicateurs de semences* 121, 41-45.
- CHEEMA D.S., DHALI WAL M.S., 2004. Hybrid tomato breeding. *In Hybrid Vegetable Development*, Part I. Journal of New Seeds 6 (2/3): 1-14.
- CHEEMA D.S., DHALI WAL M.S., 2005. Hybrid tomato breeding. Pp.1-14. *In Singh P.K., Dasgupta S.K., Tripathi S.K. (Ed.), 2005. Hybrid Vegetable Development*. Haworth Press.
- CORRIOLS L., DORÉ C., RAMEAU C., 1990. Commercial release in France of Andreas, the first asparagus all-male F1 hybrid ! (Cobreeding INRA-Darbonne-Vilmorin). *Acta Hort.* 271, 249-252.
- COUSIN R., 2003. Pois. Pp 347-361 *In Histoires de légumes des origines à l'orée du XXI^{ème} siècle*. M. Pitrat et C. Foury (coord.), INRA Editions.

- DASKALOFF Ch, 1937. Beitrag zum Studium der Heterosis bei den Tomaten in Bezug auf die Herstellung von Heterosis Sorten für die Praxis. *Die Gartenbau Wissenschaft XI* (2), 129-143.
- DORÉ C., 1977. *In vitro* techniques as an efficient tool in Asparagus breeding. *Acta Hort.* 78, 89-94.
- DORÉ C., VAROQUAUX F. (Coord.), 2006. *Histoire et Amélioration de cinquante plantes cultivées*. Ed. CEMAGREF, CIRAD, IFREMER, INRA (Collection Savoir Faire), 812 pages.
- DUVICK D.N., 1999. Commercial strategies for exploitation of heterosis. Pp 295-304 *In Genetics and Exploitation of Heterosis in Crops*, J.G. Coors et S. Pandey (Eds), ASA, CSSA, SSSA, Madison, WI, USA.
- FOUILLOUX G., 2001. F1 hybrids versus line varieties with recurrent selection. *In Quantitative Genetics and Breeding Methods; the way ahead*. Proc. of the 11th Eucarpia meeting, section Biometrics in Plant Breeding. Ed. A. Gallais, C. Dilimann, Goldringer I., 139-146.
- FOUILLOUX G., BANNEROT H., 1992 : Le Haricot. Pp 392-405 et 471-472 *In « Amélioration des Espèces végétales cultivées, Objectifs et Critères de Sélection »*. Ed. sc. A. Gallais et H. Bannerot. INRA Editions: 768 pages.
- FOURY C., 1967. Etude de la biologie florale de l'artichaut (*Cynara scolymus* L.); application à la sélection. *Ann. Amélior. Plantes* 17, 357-373.
- FOURY C., 2005. pp 100-107 *In Les variétés locales de légumes : un patrimoine en évolution*. Bérard et al. (Dir.), Biodiversité et savoirs naturalistes locaux en France. Paris : Cirad, Iddri, Ifb, Inra.
- FOURY C., MARTIN F., VAISSIERE B., MORISON N., CORRE J., 2005. Avantages et difficultés de la création d'hybrides F1 d'artichaut à semer. *Acta Hort.* 681, 315-322.
- FOURY C., SCHWEISGUTH B., 1992. L'oignon. Pp 406-419 et 472-473 *In « Amélioration des Espèces végétales cultivées, Objectifs et Critères de Sélection »*. Ed. sc. Gallais A. et Bannerot H., Ed. INRA (Coll. Mieux Comprendre).
- GALLAIS A., 2009. *Hétérosis et Variétés Hybrides en Amélioration des Plantes*. Ed. Quae, Versailles, France. Sous presse.
- HEDRICK U.P. et BOOTH N.O., 1907. Mendelian characters in tomato. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 5, 19-24.
- HERVÉ Y., 1992. Les choux. Pp 435-447 *In « Amélioration des Espèces végétales cultivées, Objectifs et Critères de Sélection »*. Ed. sc. Gallais A. et Bannerot H., Ed. INRA (Coll. Mieux Comprendre).
- HUNDAL J.S., DHALL R.K., 2004. Breeding for hybrid hot pepper. *In Hybrid Vegetable Development, Part I. Journal of New Seeds* 6 (2/3), 31-50.
- JANICK J., 1998. Hybrids in horticultural crops. Pp 45-56 *In "Concepts and Breeding of Heterosis in Crop Plants"*. CSSA (Crop Science Society of America) Special Publication n°25.
- JOLIVET E., FIALA V., 1981. Utilisation des tests biochimiques pour contrôler la production du chicon d'endive. *Bull. liaison endiviers* 48, 1-9.
- JOLIVET E., LEFEVRE S., DE CONINCK B., 1974. Détermination de la maturité de la racine de chicorée de Bruxelles à l'aide d'un test biochimique. *Pépiniéristes, Horticulteurs, Maraîchers* 149, 97-100.
- JONES H.A., CLARKE A.E., 1943. Inheritance of male sterility in the onion and production of hybrid seeds. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 43, 189-194.
- JOSHI S., BERKE T., 2004. Perspectives of bell pepper breeding. *In Hybrid Vegetable Development, Part I. Journal of New Seeds* 6 (2/3), 51-74.
- JOSHI S., BERKE T., 2005. Perspectives of bell pepper breeding. Pp 51-74 *In Singh P.K., Dasgupta S.K., Tripathi S.K. (Ed.), 2005. Hybrid Vegetable Development*. Haworth Press.
- KAKIZAKI Y., 1931. Hybrid vigour in egg-plants and its practical utilization. *Genetics* 16, 25.
- MAGGIONI L., 2004. Conservation and use of vegetable genetic resources. *Acta Hort.* 637, 13-30.
- MAISONNEUVE B., 2003. Laitue. Pp 212-221 *In « Histoires de légumes des origines à l'orée du XXI^{ème} siècle »*. M. Pitrat et C. Foury (coord.), INRA Editions
- McPHEE K., 2004. Garden Pea. *In "Hybrid Vegetable Development"*, Part I. *Journal of New Seeds* 6 (2/3), 277-288.
- McPHEE K., 2005. Garden pea. Pp. 277-288 *In "Hybrid Vegetable Development"*, Singh P.K., Dasgupta S.K., Tripathi S.K. (Ed.).
- MARCHENAY P., LAGARDE M.F., 1987. *A la recherche des variétés locales de plantes cultivées. Guide méthodologique*. Porquerolles, PAGE-PACA; Paris, Bureau des Ressources génétiques. 211 pages.

- MARCHENAY P., BERARD L., 2008. Variétés, savoir-faire, usages alimentaires : les cultures légumières locales dans l'inventaire du patrimoine culinaire de la France. Pp 107-136 Pp289-309 In « *Les légumes, un patrimoine à transmettre et à valoriser* ». Actes du Colloque d'Angers, 7-9 septembre 2005. Ed. AFCEV.
- NAGAI K., KIDA M., 1926. An experiment with some varietal crosses of eggplants (In Jap.). *Jap. J. Genet.* 4, 10-30.
- NAGENDRA RAI et MATHURA RAI, 2006. *Heterosis breeding in vegetables crops*. New India Publishing. 531 pages.
- OGURA, H., 1968. *Studies on the new male sterility in Japanese radish with special reference to the utilization of this sterility towards the practical raising of hybrid seeds*. Mem. Fac. Agric. Kagoshima Univ., 6 (2): 39-78.
- PARIS H.S., 2008. Summer squash. Pp 351-379 In "Handbook of Plant Breeding, Vegetables I." Ed. J. Prohens, F. Nuez, Springer, New York.
- PATHAK C.S., 1999. Hybrid seed production in onion. In Hybrid Seed Production in Vegetables : Rationale and methods in selected crops. *Journal of New seeds* 1, 89-108.
- PÉCAUT P. 1962. Etude sur le système de reproduction de l'endive (*Cichorium intybus* L.). *Ann. Amélior. Plantes* 12, 265-296.
- PÉCAUT P., 1978. Recherches sur l'artichaut. Pp 9-13 In « *Rapport d'Activité de la Station d'Amélioration des Plantes maraîchères d'Avignon-Montfavet* » 1977-1978.
- PÉCAUT P., 1986. Recherches sur l'artichaut. Pp 19-21 In « *Rapport d'Activité de la Station d'Amélioration des Plantes maraîchères d'Avignon-Montfavet* » 1985-1986.
- PÉCAUT P., FOURY C., 1992. L'artichaut. Pp 460-469 et 475-476 In « *Amélioration des Espèces végétales cultivées, Objectifs et Critères de Sélection* ». Ed. sc. Gallais A. et Bannerot H., Ed. INRA (Coll. Mieux Comprendre).
- PÉRON J.Y., 1999. *Productions légumières*. Ed. Synthèse Agricole (Coll. References), Bordeaux, 575 pages.
- PHILOUZE J., 1997. Tomate : des variétés fixées aux hybrides F1. *Revue Fruits et Légumes*. Supplément au n° 151, p.8.
- PHILOUZE J., LATERROT H., 1992. La tomate. Pp 379-391 et 470-471 In « *Amélioration des Espèces végétales cultivées, Objectifs et Critères de Sélection* ». Ed. sc. Gallais A. et Bannerot H., Ed. INRA (Coll. Mieux Comprendre).
- PITRAT M., RISSER G., 1992. Le melon. Pp 448-459 et 474-475 In « *Amélioration des Espèces végétales cultivées, Objectifs et Critères de Sélection* ». Ed. sc. Gallais A. et Bannerot H., Ed. INRA (coll. Mieux Comprendre).
- POUVREAU A., 1984a. Quelques productions potagères : tomate et autres solanées, melon et autres cucurbitacées. Pp 445-469 In « *Pollinisation et Productions Végétales* ». P. Pesson et J. Louveaux (coord.), Ed. INRA.
- POUVREAU A., 1984b. Production de semences potagères. Pp 471-495 In « *Pollinisation et Productions Végétales* ». P. Pesson et J. Louveaux (coord.), Ed. INRA.
- PRITAM KALIA, 2004. Root vegetable crops. In « *Hybrid Vegetable Development* », Part I. *Journal of New Seeds* 6 (2/3), 247-276.
- PRITAM KALIA, 2005. Root vegetables crops. Pp 247-276 In "Hybrid Vegetable Development" , Singh P.K., Dasgupta S.K., Tripathi S.K. (Ed.).
- RHODES B., Xingping ZHANG, 1999. Hybrid seed production in watermelon. *Journal of New Seeds* 1, 69-88.
- ROBINSON R.W., 1999. Rationale and methods for producing hybrid cucurbit seed. In Hybrid Seed Production in Vegetables : Rationale and methods in selected crops. *Journal of New seeds* 1, 1-48.
- SANJEET KUMAR, SINGH P.K., 2004. Mechanisms for hybrid development in vegetables. In Hybrid Vegetable Development, Part II. *Journal of New Seeds* 6, 381-408.
- SIDHU A.S., BAL S.S., BEHERA T.K., RANI M., 2004. An outlook in hybrid eggplant breeding. In Hybrid Vegetable Development, Part I. *Journal of New Seeds* 6, 15-30.
- SIDHU A.S., BAL S.S., BEHERA T.K., MAMTA RANI, 2005a. An outlook in hybrid eggplant breeding. Pp 15-30 In Singh P.K., Dasgupta S.K., Tripathi S.K. (Ed.), "Hybrid Vegetable Development". Haworth Press.

- SIDHU A.S., BAL S.S., MAMTA RANI, 2005b. Current trends in onion breeding. Pp 223-246 In Singh P.K., Dasgupta S.K., Tripathi S.K. (Ed.), 2005. "*Hybrid Vegetable Development*". Haworth Press.
- SINGH P.K., DASGUPTA S.K., TRIPATHI S.K. (Ed.), 2005. *Hybrid Vegetable Development*. Haworth Press, 441 pages.
- WEHNER T.C., 1999. Heterosis in vegetables crops. Pp , 387-397 In "*The Genetics and Exploitation of Heterosis on Crops*". ASA-CSSA-SSSA, Madison, USA.
- ZHIYUAN FANG, YUMEI LIU, PING LOU, GUANGSHU LIU, 2004. Current trends in cabbage breeding. In "*Hybrid Vegetable Development*", Part I. Journal of New Seeds 6 (2/3), 75-108.